ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 30, 4, 1996

УДК 576.895.425 : 591.465.31

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЯИЧНИКОВ У НЕЯЙЦЕКЛАДУЩИХ САМОК HIRSUTIELLA ZACHVATKINI И EUSCHOENGASTIA ROTUNDATA (ACARIFORMES: TROMBICULIDAE)

© А. Б. Шатров

В статье впервые дается описание ультраструктурной организации яичников у многократно питавшихся неяйцекладущих самок краснотелковых клещей *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948) и *Euschoengastia rotundata* (Schluger, 1955). Приводятся краткие сведения о развитии половой системы в онтогенезе. В яичниках представлены группы интерфазных ооцитов, ооциты I порядка в профазе 1-го деления мейоза (стадии пахитены и диплотены), формирующие кластеры, а также соматические клетки с длинными отростками. Ооциты в кластерах, которые наблюдаются уже у дейто- и тритонимф, являются митотическими потомками одной гониальной клетки, делящейся на более ранних стадиях онтогенеза. По мере роста кластера в центре его розетки развивается фузомный материал, выполняющий функцию так называемого трофического ядра. В конечной форме дифференциации кластеров ооциты в них разделяются, а фузомный материал разрушается и исчезает, что определяет вступление ооцитов в стадию малого роста. Таким образом, у краснотелковых клещей в отличие от других исследованных паукообразных происходит типичное кластерообразование герминативных клеток, в высокой степени свойственное насекомым с политрофными овариолами, но с последующим ранним разделением ооцитов и их дальнейшей синхронной дифференциацией. Все другие стадии оогенеза представлены уже у яйцекладущих самок, у которых в яичниках выражены также трофические и соматические клетки.

Исследования половой системы имагинальных фаз развития тромбидиформных клещей шли по двум основным направлениям. Так, преимущественно в более ранних работах, изучалась ее анатомическая организация как у самцов, так и у самок, как правило, наряду с другими органами (Кронеберг, 1878; Henking, 1882; Michael, 1895, 1896; Thor, 1904; Blauvelt, 1945; Mathur, Le Roux, 1970; Березанцев, 1980). В последнее время резко возрос интерес к гистологической и ультраструктурной организации различных отделов половой системы, и в частности к закономерностям оогенеза (Witte, 1975; Mothes, Seitz, 1981; Feiertag-Koppen, Pijnacker, 1985; Witalinski, 1986–1988, и др.). Эти исследования не только раскрывают тонкие механизмы формирования половых клеток у разных групп клещей, но и дают возможность проводить значительно более глубокие филогенетические и сравнительно-анатомические аналогии. К сожалению, развитие половой системы в онтогенезе остается чрезвычайно плохо исследованной проблемой (Jalil, 1969; Feiertag-Koppen, Pijnacker, 1985).

Анатомическая организация половой системы у взрослых фаз краснотелок была рассмотрена только у *Blankaartia ascoscutellaris* (Walch, 1922) (Mitchell, 1962, 1964), тогда как оогенез ранее не изучался, поэтому все вопросы, связанные с цитологическими особенностями оогенеза, а также проблемой передачи риккетсий, оставались совершенно нераскрытыми.

В настоящем сообщении рассматривается морфологическая и электронно-микроскопическая организация яичников у неяйцекладущих самок краснотелковых клещей *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948) и *Euschoengastia rotundata* (Schluger, 1955), относящихся к разным трибам (Trombiculini и Schoengastiini) подсем. Trombiculinae сем. Trombiculidae. Кроме того, приводятся данные о развитии половой системы в ходе онтогенеза клещей. Заключительные этапы процесса оогенеза, которые наблюдаются только у яйцекладущих самок, а также организация выводных путей половой системы будут рассмотрены в отдельных сообщениях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Клещи *H. zachvatkini* и *E. rotundata* 1-й лабораторной генерации были взяты из лабораторной культуры, которая длительное время содержалась в Лаборатории паразитологии Зоологического института РАН. Различные стадии развития клещей обоих видов фиксировали живыми целиком, предварительно прокалывая задний конец туловища острой иглой, в 2.5 %-ном растворе глутар-альдегида на 0.1М фосфатном буфере (pH 7.2–7.4) в течение 2–4 ч, постфиксировали в 1 %-ном растворе четырехокиси осмия на том же буфере с сахарозой (8.56 %) в течение 1–2 ч с последующей промывкой в 0.2М фосфатном буфере. После проводки через спирты и ацетоны объекты заливали в аралдит. Ультратонкие срезы приготовляли на ультрамикротоме LKB-III, помещали на медные паладированные сетки с формваровой подложкой, окрашивали насыщенным водным раствором уранилацетата в течение 2 ч и лимонно-кислым свинцом в течение 3–15 мин и изучали в просвечивающем электронном микроскопе Tesla BS-500 при ускоряющих напряжениях 60–90 кВ и первичных увеличениях от 3 до 40 тыс. Полутонкие срезы окрашивали толуидиновым синим и изучали в световом микроскопе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Hirsutiella zachvatkini. Яичники у личинок закладываются в виде парных структур, или зачатков, причем в начале постэмбрионального развития различий по полу ни по размеру гонад, ни по организации гониальных элементов нет. У покоящихся протонимф и у активных дейтонимф *H. zachvatkini* развиты компактные преимущественно округлые по форме либо слегка продолговатые зачатки яичников, которые на этих стадиях имеют приблизительно одинаковые размеры с зачатками семенников и соединены по средней линии широкой поперечной перемычкой сразу позади уровня хорошо развитой матки, окруженной большим количеством мелких мышечных волокон гладкой мускулатуры. Ширина каждого из яичников у дейтонимф *H. zachvatkini* в задней, раздельной их части, составляет 45–50 мкм, тогда как их длина – 40–45 мкм и у некоторых особей может достигать 65 мкм.

Зачатки яичников у прото- и дейтонимф преимущественно выполнены небольшими овальными плотно расположенными оогониями и ооцитами I порядка в профазе 1-го деления мейоза с выраженными синаптонемальными комплексами в ядрах. Наблюдаются также деления оогониев (рис. 1, *1*) с незавершенной цитотомией, что приводит в дальнейшем к образованию кластеров (см. ниже).

У покоящихся тритонимф яичники уже более крупные, округлые по форме. Кроме компактных скоплений оогониев в них выражены кластеры ооцитов с развитыми межклеточными мостиками. Таким образом, у самок краснотелковых клещей практически так же, как и у самцов, генеративные элементы, в данном случае ооциты, приступают к дифференциации в конце дейтонимфальной и в тритонимфальной стадиях их жизненного цикла. Завершается этот процесс, однако, не ко времени вылупления взрослых клещей, а только после контакта самок со сперматофорами, т. е. после оплодотворения, которое, по-видимому, является инициирующим фактором. В организации половой системы и размерах яичников у неклавших самок существенной разницы между голодными и многократно питавшимися особями нет.

Яичники расположены по сторонам и несколько позади уровня продольного полового отверстия и представляют собой овальные, не разделенные на отделы, или фолликулы, „мешки" с ровными стенками. Наибольшая ширина каждого яичника у *H. zachvatkini* составляет 150–200 мкм, а общая ширина яичников в области их соединения достигает 300–450 мкм у нормально развитых самок до 1-го цикла откладки яиц. Яичники соединяются приблизительно в средней своей части довольно широкой поперечной перемычкой позади и выше уровня полового аппарата под экскреторным органом. Парные яйцеводы сливаются и открываются в матку.

У голодных и питавшихся неяйцекладущих самок *H. zachvatkini* дифференцирующиеся генеративные клетки, а именно растущие ооциты I порядка, расположены по всему объему яичников. Центральная полость яичников в норме не выражена, хотя их паренхима пронизана многочисленными лакунами. У некоторых питавшихся, но неклавших самок яичники могут быть значительно редуцированными и (или) развитыми несимметрично, очевидно, в связи с отсутствием достаточного количества генеративных клеток. Ширина каждого из таких яичников не превышает 125 мкм, а дорсовентральные размеры могут находиться в пределах 70 мкм. Такие самки, как явствует из наблюдений в лаборатории, не способны к откладке яиц даже после их контакта со сперматофорами, которые откладывают самцы.

Электронно-микроскопические исследования яичников у питавшихся неяйцекладущих самок *H. zachvatkini* показывают, что ткань яичника образована соматическими, а также генеративными клетками на разных стадиях дифференциации (рис. 1, *2–4*). Соматические клетки не формируют регулярной выстилки ни в одном из участков яичников, однако сами эти клетки либо их длинные отростки всегда разграничивают группы генеративных клеток (рис. 1, *2*, *4*), а также отделяют их от подстилающей базальной мембраны (tunica propria). Соматические клетки, осуществляющие разграничительную и опорную функции, имеют светлую цитоплазму и содержат отдельные овальные митохондрии, небольшое количество свободных рибосом, а также электронноплотные включения, по-видимому, лизосомальной природы. Эндоплазматический ретикулум практически отсутствует, мелкие комплексы Гольджи, состоящие из 2–4 коротких уплощенных цистерн, встречаются редко. Небольших размеров ядра имеют неправильную форму либо вытянуты.

Среди исследованных нами неяйцекладущих самок *H. zachvatkini* встречались экземпляры, у которых в яичниках, в строме из соматических клеток отсутствовали генеративные элементы, или же они были представлены в очень ограниченном количестве. При этом яичники были уплощенными дорсовентрально, а соматические клетки – либо полностью спавшимися, без межклеточных промежутков, либо оставляли крупные полости (рис. 1, *3*). Окружающая базальная мембрана у таких яичников обнаруживала очень крупные разветвленные инвагинации в их ткань либо (реже) выпячивания в окружающую полость тела (рис. 1, *3*). С известной долей вероятности, особенно принимая во внимание организацию яичников у яйцекладущих самок, можно предположить, что такое строение яичников наблюдается у самок, завершивших цикл откладки яиц, у которых генеративные элементы в основном израсходованы в течение I или II циклов откладки яиц.

Генеративные клетки у неяйцекладущих самок краснотелок представлены ооцитами I порядка, собранными в компактные группы в разных частях яичников, а также растущими ооцитами, приступившими к 1-му делению мейоза и формирующими увеличивающиеся в размерах кластеры (рис. 1, *2*), произвольно расположенные по всему объему яичников, в том числе в довольно широкой зоне их соединения. При этом выраженная полость в яичниках отсутствует.

В достаточно редко встречающихся группах интерфазных ооцитов представлены тесно расположенные клетки неправильной формы с плотной цитоплазмой и округлым ядром, в среднем 2.9 × 1.9 мкм, содержащим большое количество крупных глыбок хроматина (рис. 1, *4*).

Более часто наблюдаются группы ооцитов в профазе 1-го деления мейоза, что определяется по наличию синаптонемальных комплексов в несколько более крупных, чем у интерфазных ооцитов, иногда неправильной формы ядрах с рыхловатым, частично деконденсированным хроматином (рис. 1, *4*, *5*). Размеры ядер у таких ооцитов составляют в среднем 4.2 × 3.2 мкм. Относительно некрупное ядрышко расположено, как правило, эксцентрично. В клетках выявляются мелкие округлые митохондрии с электронноплотным матриксом, одиночные, нередко длинные и изогнутые, уплощенные цистерны эндоплазматического ретикулума, не несущие рибосом на мембранах, а также единичные комплексы Гольджи, состоящие из 3–7 коротких уплощенных цистерн. Количество ооцитов в группах на одном срезе достигает 25.

Такая структура ооцитов, которая сохраняется в жизненном цикле клещей довольно долго, начиная со стадии протонимфы, сближает их со сперматоцитами в семенниках краснотелок. Митозы гониальных элементов у взрослых самок краснотелок не наблюдались, из чего можно сделать заключение, что все генеративные клетки в их яичниках представлены ооцитами I порядка на разных стадиях дифференциации, уже подготовленными предшествующими многократными делениями оогониев к дальнейшему развитию. Об этом же свидетельствует и отсутствие центриоли в ооцитах у взрослых клещей. Это сходно с тем, что показано в отношении полифагических Coleoptera, (Büning, 1979; King, Büning, 1985), а также тлей (Büning, 1985), у которых митозы в развитых политрофных овариолах, где уже дифференцированы ооциты и питающие клетки, не происходят. У нимф сеноедов (отряд Psocoptera) в гермариях овариол происходит два митотических деления герминативных клеток с неполным цитокинезом, что приводит к формированию кластеров из 4 клеток, три из которых в дальнейшем дифференцируются в трофические клетки, а одна превращается в ооцит (Büning, Sohst, 1990).

Основной отличительной чертой организации яичников у неяйцекладущих самок *H. zachvatkini* является формирование ооцитами кластеров из нескольких (до 7 в плоскости одного среза) растущих ооцитов, которые расположены произвольно по всему объему яичника (рис. 1, *2*; 2, *2*). Начало роста кластеров соотносится с одновременным постепенным исчезновением синаптонемальных комплексов, т. е. переходом ооцитов к стадии диплотены 1-го деления мейоза (Альбертс и др., 1987). Рост ооцитов в кластерах не эквивалентен так называемому малому росту, который начинается уже после полного разделения ооцитов.

Точное количество ооцитов в кластерах у самок краснотелковых клещей неизвестно и, по-видимому, произвольно. Как показано для фолликулов политрофных овариол некоторых несекомых (Telfer, 1975), клетки одного фолликула, питающие и собственно ооцит, а у краснотелок – кластера, представляют собой, очевидно, митотических потомков одной герминативной клетки, так как в дефинитивном состоянии митотически они уже не делятся. Поэтому можно полагать, что в плотных группах ооцитов в яичниках краснотелок представлены потенциальные элементы нескольких кластеров, тесно сближенные друг с другом. В этих группах ооциты соединены между собой цитоплазматическими мостиками вследствие неполного цитокинеза, которые, однако, крайне трудно различимы.

Кластер представляет собой овальную по форме группу ооцитов, собранных в виде розетки вокруг светлой срединной, или центральной, зоны (рис. 1, *2*) с так называемым фузомным материалом (рис. 2, *1*) (Telfer, 1975; Pritsch, Büning, 1989; Büning, Sohst, 1990). В соответствии с последовательными стадиями роста ооцитов максимальные поперечные размеры кластеров увеличиваются с 8.7 до 25.8 мкм. Расположение клеток в кластерах может быть несимметричным, однако никакой полярности или разнородности в этот период они не обнаруживают и, как правило, тесно прилежат друг к другу. Митохондрии концентрируются в базальных зонах клеток, в группы из 5–15 митохондрий (рис. 2, *2*). Кроме того, в клетках наблюдается много гладкоконтурных мембранных профилей, демонстрирующих иногда спиральные или изогнутые фигуры (рис. 1, *2*), происходящие, возможно, вследствие впячивания плазматической мембраны внутрь клетки. Комплексы Гольджи локализуются в базальной и околоядерной зонах клеток и состоят из 5–7 уплощенных цистерн и некоторого количества электронноплотных пузырьков, отпочковывающихся от дистального полюса, обращенного, как правило, к центру розетки (рис. 1, *2*; 2, *3*).

По мере роста ооцитов их ядра, занимающие срединные и базальные части клеток, также увеличиваются в размерах до 5.1 × 3.8 мкм, синаптонемальные комплексы исчезают, хромосомы деконденсируются, а ядрышко значительно увеличивается в диаметре до 2.25 мкм и приобретает сетчатую структуру, что в целом свидетельствует об интенсивном синтезе рибонуклеопротеидов в ядре (рис. 2, *3*). Поэтому у краснотелок в ядрах ооцитов развитых кластеров синаптонемальные комплексы уже не наблюдаются в отличие, например, от трипсов (отряд Thysanoptera) (Pritsch, Büning, 1989).

Апикальные части клеток, формирующие срединную часть розетки кластера, служащую областью соединения ооцитов, имеют электронно-светлый цитоплазматический матрикс без рибосом или иных отчетливых органелл и включений (рис. 1, *2*; 2, *1*). Вместе с тем эта зона пронизана узкими трубчатыми профилями, расходящимися из центра розетки веерообразно, в окружении рыхловатого вещества средней электронной плотности (рис. 2, *1*). Их природа в точности не ясна. Так, узкие впячивания плазматической мембраны наблюдаются в межклеточных мостиках между синхронно дифференцирующимися ооцитами у самок *Dermacentor andersoni* (Ixodidae) (Brinton, 1971), однако у них розетки не формируются, а выражена синцитиальная связь ооцитов на ранних стадиях их дифференциации. Напротив, у сеноедов в центральных зонах кластеров выявлены микротрубочки, сохраняющиеся со времени митозов и окруженные связанными с ними протеинами (Büning, Sohst, 1990), причем микротрубочки могут быть соединены с плазматической мембраной клеток, что, вероятно, может иметь место и у краснотелок. У последних в других зонах ооцитов на этой стадии их дифференциации микротрубочки не выявляются. Происхождение рыхловатого вещества, занимающего срединную часть розетки кластера, возможно, обусловлено деятельностью комплексов Гольджи, что показано и для некоторых насекомых (Büning, Sohst, 1990). В целом вся эта структура отвечает фузоме в кластерах ооцитов мероистических политрофных овариол насекомых (Telfer, 1975) (см. Обсуждение).

В яичниках неяйцекладущих самок *H. zachvatkini* рост ооцитов в кластерах происходит синхронно, как и в синцитии ооцитов у *D. andersoni* (Brinton, 1971), но в отличие от насекомых (тли) (Büning, 1985). Ооциты, а вместе с ними и кластеры, по мере роста значительно увеличиваются в размерах. В конце этого процесса ооциты отсоединяются друг от друга с образованием полукруглой по контуру вершины клетки, обращенной к другим таким же апикальным частям ооцитов, составляющих кластер (рис. 2, *2*). При этом фузомный материал постепенно исчезает.

В яичниках одной из исследованных нами неяйцекладущих самок *H. zachvatkini* были обнаружены риккетсиоподобные микроорганизмы, имеющие, однако, одинарную окружающую мембрану и размеры в среднем 0.75 × 0.59 мкм. Эти формы способны попадать в растущие ооциты и таким образом передаваться трансовариально личинкам следующей генерации.

Euschoengastia rotundata. Остановимся на отличительных особенностях тонкой организации яичников, кластеров и ооцитов, свойственных этому виду, поскольку анатомия половой системы у двух изученных видов краснотелок идентична.

Электронноплотная подлежащая базальная мембрана, окружающая яичники, формирует чрезвычайно глубокие и разветвленные впячивания в ткань яичников, особенно на их дорсальной и вентральной сторонах, а иногда и в их латеральных областях. В этих участках, как правило, сосредоточены соматические интерстициальные клетки, которые по организации сходны с таковыми у *H. zachvatkini*. Подобная организация базальной мембраны у неяйцекладущих особей указывает, вероятно, на значительное увеличение объема яичников у самок во время откладки ими яиц.

Вся срединная область каждого яичника у самок *E. rotundata* занята плотно расположенными кластерами ооцитов (рис. 2, *4*), причем генеративная ткань не разделена соматическими клетками на отдельные обособленные зоны генеративных элементов, что как раз нередко наблюдается у *H. zachvatkini*. Среди кластеров ооцитов могут встречаться мелкие по размерам (молодые их формы), ядра ооцитов которых составляют 2.2 × 1.4 мкм и содержат скопления хроматина с синаптонемальными комплексами. Такие розетки половых клеток относительно немногочисленны, тяготеют к периферии яичников и в поперечнике на срезах достигают 4.5–7.8 мкм.

Основная масса яичников состоит из очень крупных развитых кластеров, несколько уплощенных дорсовентрально, протяженность которых доходит до 32 мкм (рис. 2, *4*). Ооциты соседних кластеров тесно соприкасаются, поэтому на срезах яичников *E. rotundata* очень часто невозможно точно установить, к какому кластеру относится тот или иной ооцит, если на срез не попадает срединная часть кластера. Ядра ооцитов таких кластеров имеют форму почти правильного овала с ровной оболочкой. Светлая рыхловатая нуклеоплазма не содержит глыбок гетерохроматина и синаптонемальных комплексов, что говорит о полной деконденсированности хроматина в ядре, находящемся в стадии диплотены профазы 1-го деления мейоза. Крупное округлое ядрышко имеет сетчатую структуру по своей периферии. Размеры ядра и ядрышка ооцитов в развитых кластерах самок *F. rotundata* составляют в среднем соответственно 6.0 × 3.6 мкм и 2.5 × × 1.7 мкм.

Помимо общей компоновки кластеров, еще одной отличительной особенностью организации яичников *E. rotundata* является то, что ооциты в кластерах не тесно прилежат друг к другу, как у *H. zachvatkini*, а практически всегда несколько отстоят друг от друга и разделены узкими промежутками, в которые заходят отростки соматических клеток, достигающие при этом срединной зоны кластера, т. е. его фузомы. Плазматическая мембрана ооцитов ровная на всем протяжении и не формирует каких-либо впячиваний, соответственно чему клетки полностью свободны от мембранных профилей, чрезвычайно характерных для ооцитов *H. zachvatkini*. Цитоплазма ооцитов имеет среднюю электронную плотность, слегка комковатая и содержит большое количество свободных рибосом. Оформленные элементы эндоплазматического ретикулума, а также комплексы Гольджи не выявляются. Овальные митохондрии, с матриксом несколько более высокой электронной плотности, чем окружающая цитоплазма, могут быть распределены в ооцитах неупорядоченно, однако часто группируются в виде достаточно крупных скоплений в разных частях клеток.

Электронно-светлый цитоплазматический матрикс в срединных зонах кластеров у *E. rotundata* содержит значительно меньше комочков электронноплотного вещества и трубчатых структур, чем у *H. zachvatkini* (рис. 2, *4*). В ранних кластерах их срединная область занята преимущественно рыхлым веществом средней электронной плотности, в котором выявляются тонкие плотные „нити" не совсем ясной природы, обнаруживающие в некоторых случаях контакты с плазматической мембраной в области соединения соседних ооцитов. Возможно, в дальнейшем путем самосборки они дифференцируются и трансформируются в ровные трубчатые структуры, различимые в фузомах развитых кластеров. Сравнительно небольшой объем электронноплотного вещества фузомы можно объяснить отсутствием выраженных комплексов Гольджи в молодых ооцитах у *E. rotundata* в отличие от *H. zachvatkini*.

Поскольку в яичниках у неяйцекладущих самок *E. rotundata*, как и у *H. zachvatkini*, не содержится других соматических или питающих клеток, кроме вышеописанных, есть все основания полагать, что в дальнейшем так называемые питающие клетки в яичниках яйцекладущих особей дифференцируются из половых клеток и имеют с ними в рассматриваемый период одинаковую организацию. В целом представляется, что яичники у самок *E. rotundata* имеют больший репродуктивный потенциал, чем яичники у *H. zachvatkini*, в первую очередь в связи с их общей компоновкой, а также большей интенсивностью развития генеративных элементов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что морфологическая организация яичников и их выводных путей у разных видов краснотелковых клещей несколько различна. Так, у самок *B. ascoscutellaris* парные, соединенные довольно узкой перемычкой в задней части, яичники в отличие от *H. zachvatkini* имеют общий, широкий и уплощенный, яйцевод. Кроме того, у клещей этого вида выражены парные, очень небольшие по объему, округлые семяприемники (spermatheca), расположенные чуть каудальнее поперечной перемычки (Mitchell, 1964).

У взрослых тромбидид (сем. Trombidiidae) выражен Н-образный (Березанцев, 1980), или седловидный (Mathur, Le Roux, 1970), непарный в развитом дифференцированном состоянии яичник, обладающий, однако, парными яйцеводами, из чего можно заключить, что изначально яичники закладываются как парные симметричные органы, что и предположено в отношении Allothrombium lerouxi (Mathur, Le Roux, 1970). У представителей близкой группы эритреид (сем. Erythraeidae) (Witte, 1975; Witalinski, 1986), а также и более отдаленных групп тетранихид (сем. Tetranychidae) (Crooker, Cone, 1979; Weyda, 1980; Mothes, Seitz, 1981; Feiertag-Koppen, Pijnacker, 1985) и бделлид (сем. Bdellidae) (Alberti, 1974), выражен непарный, иногда гроздевидный яичник, но тогда как у эритреид яйцеводы в своем основании парные (Witte, 1975), то у других исследованных Actinedida яйцевод один, причем может быть дифференцирован на отделы. Отсюда видно, что в разных группах тромбидиформных клещей проявляется тенденция к слиянию, очевидно, первоначально парных яичников и яйцеводов.

Интересно отметить, что у изученных представителей акаридид (подотряд Acaridida) яичники всегда парные, часто снабженные крупными семяприемниками и добавочными железами (Prasse, 1968; Heinemann, Hughes, 1970; Kuo, Nesbitt, 1970; Vijayambika, John, 1975; Baker, Krantz, 1985; Witalinski e. a., 1990), тогда как у орибатид (подотряд Oribatida) выражен один непарный яичник с парными яйцеводами (Woodring, Cook, 1962; Witalinski, 1986), что в высокой степени свойственно и для паразитиформных, в частности иксодовых, клещей (Roshdy, 1969; Brinton, Oliver, 1971; Атлас..., 1979; El Shoura e. a., 1984, и др.). У гамазовых клещей, напротив, развиты один непарный сложно устроенный яичник с прилегающим к нему семяприемником, а также непарный яйцевод, очевидно поделенный на отделы (Young, 1968; Акимов, Ястребцов, 1984; Alberti, Zeck-Kapp, 1986). Таким образом, даже в пределах какой-либо одной группы клещей не прослеживается единого плана организации половой системы самок, которая в целом обнаруживает значительные анатомические вариации. Различные частные особенности строения и компоновки тех или иных отделов половой системы у представителей различных групп, очевидно, во многом отражают исторически обусловленную биологию размножения и, следовательно, затемняют возможный изначальный тип организации половой системы.

Явление кластерообразования, ярко проявляющееся у краснотелок, не встречается в чистом виде у других исследованных акариформных клещей, а выражено только у ряда насекомых. Вместе с тем дифференцирующиеся ооциты очень рано утрачивают связь с себе подобными или же с абортивными половыми, а в последующем – нутриментарными клетками, поэтому оогенез у краснотелок, даже в его начальной фазе, никак нельзя охарактеризовать как нутриментарный.

Форму кластера генеративных клеток, на первых порах равнозначных (равнопотентных), объединенных посредством общей центральной зоны, воспроизводят некоторые насекомые с нутриментарным или даже фолликулярным типом оогенеза (Cummings, 1972; Büning, 1985; King, Büning, 1985; Pritsch, Büning, 1989; Büning, Sohst, 1990), а также, возможно, в какой-то степени, тетраниховые клещи (Feiertag-Koppen, Pijnacker, 1985). У дафний формируются тетрады ооцитов в результате деления одного оогония (Иванова-Казас, 1979).

В любом случае мембранные профили и рыхловатое вещество в центральных зонах кластеров ооцитов у самок краснотелковых клещей формируют аналог фузомного материала (Telfer, 1975). Считается, что фузома, занимающая мостик между ооцитами, есть специальная структура, которая замещает микротрубочки в мероистических политрофных овариолах у насекомых и опосредует транспортные процессы между клетками (Telfer, 1975; Айзенштадт, 1984). Собственно микротрубочки также выражены в областях соединений генеративных клеток или генеративных и питающих клеток у ряда других животных (Bilinski, Jaglarz, 1987; Büning, Sohst, 1990). Срединную зону розетки в кластерах ооцитов, видимо не без основания, называют питающим ядром, или „trophic core" (Büning, 1985). Показано, что в первично паноистических яичниках, там, где изначально нет питающих клеток, кластеры не образуются (Pritsch, Büning, 1989). Поэтому можно думать, что наличие развивающихся кластеров в яичниках тех или иных животных указывает на потенциальную трофическую функцию этой системы вне зависимости от того, все или же только часть клеток кластера будут далее дифференцироваться в зрелые яйцеклетки.

Рассмотренные морфологические особенности ооцитов, а также яйцеклеток самок краснотелковых клещей обнаруживают принципиальную возможность существования и переживания риккетсий в цитоплазме ооцитов на протяжении всего периода их дифференциации, что обеспечивает последующую трансовариальную передачу возбудителей голодным личинкам следующей генерации краснотелок. Важно подчеркнуть, что при высокой степени зараженности, риккетсии потенциально могут попасть в любые дифференцирующиеся органы предличинок и голодных личинок.

Список литературы

Айзенштадт Т. Б. Цитология оогенеза. М.: Наука, 1984. 244 с.

Акимов И. А., Ястребцов А. В. Репродуктивная система клеща Varroa jacobsoni. I. Репродуктивная система самки и оогенез // Вестн. зоол. 1984. № 6. С. 61–68.

Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки. Т. 4. М.: Мир, 1987. 197 с.

Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей. Ред. Ю. С. Балашов. Л.: Наука, 1979. 256 с.

Березанцев А. Ю. Анатомия взрослых фаз клещей Campylothrombium boreale (Berl.) и Echinothrombium spinosum (Can.) (Acarina, Trombidiidae) // Вестн. ЛГУ. 1980. № 3. С. 14–21.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. М.: Наука, 1979. 224 с.

Кронеберг А. И. О строении Eylais extendens (O. F. Muller) с заметками о некоторых родственных формах // Изв. Имп. о-ва любит. ест., антроп. и этн. 1878. Т. 29, вып. 2. С. 1–37.

Alberti G. Fortpflanzungsverhalten und Fortpflanzungsorgane der Schnabelmilben (Acarina: Bdellidae; Trombidiformes) // Z. Morphol. Tiere. 1974. Bd 78, Hf. 1/2. S. 111–157.

Alberti G., Zeck-Kapp G. The nutrimentary egg development of the mite, Varroa jacobsoni (Acari, Arachnida), an ectoparasite of honey bees // Acta Zoologica. 1986. Vol. 67, N 1. P. 11–25.

Baker G. T., Krantz G. W. Structure of the male and female reproductive and digestive systems of Rhizoglyphus robini Claparede (Acari, Acaridae) // Acarologia. 1985. T. 26, fasc. 1. P. 55–65.

Bilinski S. M., Jaglarz M. Oogenesis in the common tiger beetle, Cicindela campestris (Coleoptera, Adephaga). II. Unusual structure ensuring the contact between the oocyte and accompanying nurse cells // Zool. Jahrb. Abt. Anat. 1987. Bd 116, Hf. 4. S. 353–359.

Blauvelt W. E. The internal morphology of the common red spider mite (Tetranychus telarius Linn.) // Cornell. Univ. Agr. Exp. Sta. 1945. Mem. 270. 46 p.

Brinton L. P. Ovarian intercellular bridges in Dermacentor andersoni Stiles (Acari: Ixodidae) // Tissue a. Cell. 1971. Vol. 3, N 6. P. 615–622.

Brinton L. P., Oliver J. H. Gross anatomical, histological, and cytological aspects of ovarian development in Dermacentor andersoni Stiles (Acari: Ixodidae) // J. Parasitol. 1971. Vol. 57, N 4. P. 708–719.

Büning J. The trophic tissue of telotrophic ovarioles in polyphage Coleoptera // Zoomorphologie. 1979. Vol. 93, N 1. P. 33–50.

Büning J. Morphology, ultrastructure, and germ cell cluster formation in ovarioles of aphids // J. Morphol. 1985. Vol. 186, N 2. P. 209–221.

Büning J., Sohst S. Ultrastructure and cluster formation in ovaries of bark lice, Peripsocus phaeopterus (Stephens) and Stenopsocus stigmaticus (Imhof and Labram) (Insecta: Psocoptera) // Int. J. Insect Morphol. 1990. Vol. 19, N 5/6. P. 227–241.

Crooker A. R., Cone W. W. Structure of the reproductive system of the adult female two-spotted spider mite Tetranychus urticae // Recent Adv. Acarol. (Ed. J. G. Rodrigues). Vol. 2. N. Y.: Acad. Press, 1979. P. 405–409.

Cummings M. R. Formation of the vitelline membrane and chorion in developing oocytes of Ephestia kühniella // Z. Zellforsch. 1972. Bd 127, Hf. 2. S. 175–188.

El Shoura S. M., Hoogstraal H., Roshdy M. A. Nuttalliella namaqua (Ixodoidae: Nuttalliellidae): female internal morphology // J. Parasitol. 1984. Vol. 70, N 1. P. 114–120.

Feiertag-Koppen C. C. M., Pijnacker L. P. Oogenesis // Spider mites (Eds. W. Helle and M. W. Sabelis). Vol. 1A. Amsterdam: Elsevier, 1985. P. 117–127.

Heinemann R. L., Hughes R. D. Reproduction, reproductive organs and meiosis in the bisexual non-parthenogenetic mite Caloglyphus mycophagus, with reference to oocyte degeneration in virgins (Sarcoptiformes: Acaridae) // J. Morphol. 1970. Vol. 130, N 1. P. 93–102.

Henking H. Beitrage zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von Trombidum fuliginosum // Z. wiss. Zool. 1882. Bd 37, Hf. 4. S. 553–663.

Jalil M. Internal anatomy of the developmental stages of the two-spotted spider mite // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1969. Vol. 62, N 1. P. 247–249.

King R. C., Büning J. The origin and functioning of insect oocytes and nurse cells // Comp. insect physiol., biochem. and pharmacol. Vol. 1. (Eds. G. A. Kerkut and L. I. Gilbert). N. Y.: Pergamon Press, 1985. P. 37–82.

Kuo J. S., Nesbitt H. H. J. The internal morphology and histology of adult Caloglyphus mycophagus (Megnin) (Acarina: Acaridae) // Can. J. Zool. 1970. Vol. 48, N 3. P. 505–510.

Mathur S. N., Le Roux E. J. The reproductive organs of the velvet mite, Allothrombium lerouxi (Trombidiformes, Trombidiidae) // Can. Entomol. 1970. Vol. 102, N 2. P. 144–157.

Michael A. D. A study of the internal anatomy of Thyas petrophilus, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall // Proc. Zool. Soc. London. 1895. P. 174–209.

Michael A. D. The internal anatomy of Bdella // Trans. Linn. Soc. London. 1896. Ser. 2, Zoology, N 6. P. 477–528.

Mitchell R. D. The musculature of a trombiculid mite, Blankaartia acuscutellaris (Walch) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1962. Vol. 55, N 1. P. 106–119.

Mitchell R. D. The anatomy of an adult chigger mite Blankaartia acuscutellaris (Walch) // J. Morphol. 1964. Vol. 114, N 3. P. 373–391.

Mothes U., Seitz K.-A. Light- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Funktionsmorphologie von Tetranychus urticae (Acari, Tetranychidae). 2. Weibliches Geschlechtssystem und Oogenese // Zool. Jahrb. Abt. Anat. 1981. Bd 105, Hf. 1. S. 106–134.

Prasse J. Untersuchungen uber Oogenese, Befruchtung, Eifurchung und Spermatogenese bei Caloglyphus berlesei Michael 1903 und Caloglyphus michaeli Oudemans 1924 (Acari, Acaridae) // Biol. Zblt. 1968. Bd 87, Hf. 6. S. 757–775.

Pritsch M., Büning J. Germ cell cluster in the panoistic ovary of Thysanoptera (Insecta) // Zoomorphology. 1989. Vol. 108, N 5. P. 309–311.

Roshdy M. A. Structure of the female reproductive system of Ixodes ricinus (L.) and its bearing on the affinity of Ixodes to other ixodid genera // J. Parasitol. 1969. Vol. 55, N 5. P. 1078–1083.

Telfer W. H. Development and physiology of the oocyte–nurse cell syncytium // Adv. Insect. Physiol. 1975. Vol. 11. P. 223–319.

Thor S. Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques // Ann. Sci. Nat., Zool. 1904. T. 19, ser. 8, zool. P. 1–190.

Vijayambika V., John P. A. Internal morphology and histology of the fish mite Lardoglyphus konoi (Sasa and Asanuma) (Acarina: Acaridae). 2. The reproductive system // Acarologia. 1975. T. 17, fasc. 1. P. 106–113.

Weyda F. Reproductive system and oogenesis in active females of Tetranychus urticae (Acari; Tetranychidae) // Acta Entomol. Bohemislov. 1980. Vol. 77, N 6. P. 375–377.

Witalinski W. Egg-shells in mites. I. A comparative ultrastructural study of vitelline envelope formation // Cell Tissue Res. 1986. Vol. 244, N 1. P. 209–214.

Witalinski W. Topographical relations between oocytes and other ovarian cells in three mite species (Acari) // Acarologia. 1987. T. 28, fasc. 4. P. 297–306.

Witalinski W. Egg-shells in mites. Vitelline envelope and chorion in a water mite, Limnochares aquatica L. (Acari, Limnocharidae) // J. Zool. Lond. 1988. Vol. 214, p. 2. P. 285–294.

Witalinski W., Szlendak E., Boczek J. Anatomy and ultrastructure of the reproductive systems of Acarus siro (Acari: Acaridae) // Exptl. Appl. Acarol. 1990. Vol. 10, N 1. P. 1–31.

Witte H. Funktionsanatomie des Weiblichen Genitaltraktes und Oogenese bei Erythraeiden (Acari; Trombidiformes) // Zool. Beitrage. 1975. Bd 21, Hf. 2. S. 247–277.

Woodring J. P., Cook E. F. The internal anatomy, reproductive physiology and molting process of Ceratozetes cisalpinus (Acarina: Oribatei) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1962. Vol. 55, N 2. P. 164–181.

Young J. H. The morphology of Haemogamasus ambulans. II. Reproductive system (Acarina: Haemogamasidae) // J. Kansas Entomol. Soc. 1968. Vol. 41, N 4. P. 532–543.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 10.10.1995

MORPHOLOGY AND ULTRASTRUCTURE OF THE OVARIES IN NONOVIPOSITING FEMALES HIRSUTIELLA ZACHVATKINI AND EUSCHOENGASTIA ROTUNDATA (ACARIFORMES: TROMBICULIDAE)

A. B. Shatrov

Key words: trombiculid mites, reproduction, ovaries, oocytes, oogenesis, morphology, ultrastructure.

SUMMARY

The paper deals with the morphology and ultrastructure of the ovaries of many times fed nonovipositing females of trombiculid mites *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948) and *Euschoengastia rotundata*

(Schluger, 1955). Brief account on the development of the ovaries during the course of ontogenesis is also given. The ovaries are two nonfollicular large sacs, connected with one another by transverse junction, and laying in the middle part of mite body. Compact groups of interphase oocytes, of I order oocytes in prophase of the 1 meiotic division (pachytene and diplotene stages) forming quite characteristic clusters, and also somatic cells with long processes separating oocytes groups are represented and scattered freely in ovaries of nonovipositing females. Oocytes in each cluster, which may yet be found in deuto- and thritonymphs, are mitotic progenies of the one gonidial cell, which are divided in early ontogenesis. At the onset of the growth of clusters their dimensions are increased and in the centres of their rosettes the specific fusomal structure is forming, which functions as a so called trophic core. The fusome is built up of tiny microtubules and also of friable material with moderate electron density, which is possibly originated from small Golgi complexes located in the basal regions of the oocytes near large nucleus with decondensed chromosomes and netted nucleolus. At the final stages of clusters differentiation their oocytes are divided completely and fusomal material is demolished and gradually disappeared that are determined the beginning of the small growth of oocytes. Therefore, in the females of trombiculid mites, contrary to other so far arachnid studied, the typical clustering of germ cells may be seen, that is so characterized to insects with polytrophic ovarioles. The following stages of the oogenesis in trombiculid mites may be obseved only in the ovaries of ovipositing females, where somatic and also trophic (nurse) cells are occured. The comparative morphology of the ovaries in various groups of Acari and also the functional significance of specific cluster organization are discussed.

Вклейка к ст. А. Б. Шатрова

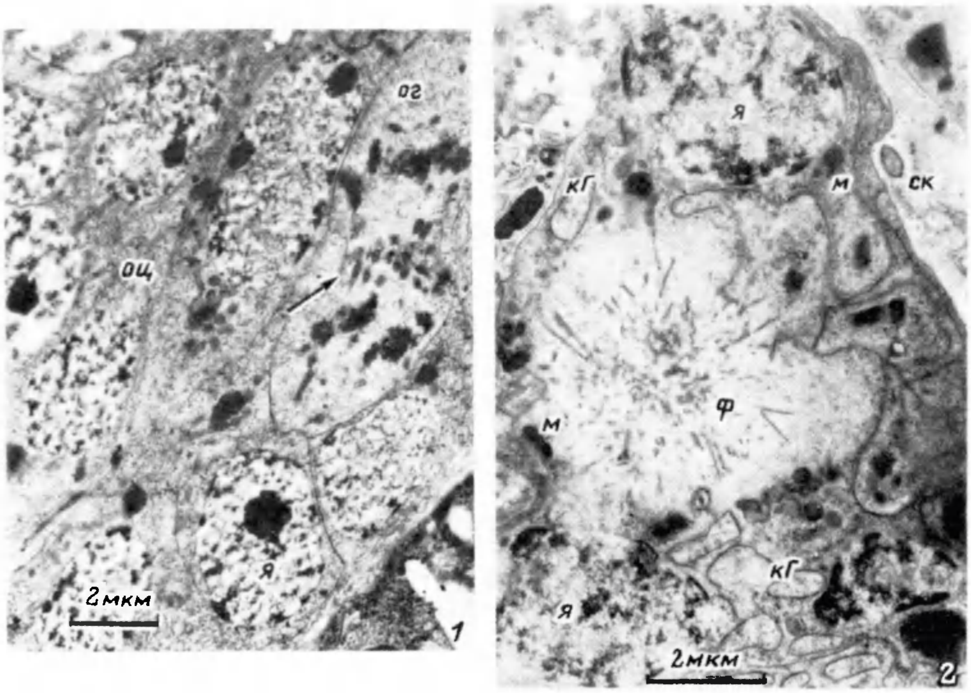

Рис. 1 (*1–5*). Ультраструктурная организация яичников у дейтонимфы в фазе фарат на 8-е сутки после обездвиживания напитавшейся личинки (*1*) и у многократно питавшихся неяйцекладущих самок *Hirsutiella zachvatkini* (*2–5*).

1 — участок латеральной области яичника на границе со средней кишкой, митотическое деление оогониев (стрелка), масштаб — 2 мкм; *2* — кластер ооцитов с фузомным материалом в ткани яичника в окружении соматических клеток, в надъядерной и базальной зонах ооцитов выражены комплексы Гольджи, масштаб — 2 мкм; *3* — участок вентролатеральной области яичника с соматическими клетками и выраженной полостью в отсутствие генеративных элементов, на границе с нефроцитом и трубчатой железой, масштаб — 2 мкм; *4* — компактные группы ооцитов, разделенных соматическими клетками, в срединной области яичника, интерфазные ооциты с более плотным хроматином в ядрах (стрелка), масштаб — 2 мкм; *5* — ядро ооцита в профазе 1 деления мейоза с синаптонемальным комплексом (стрелка), в латеральной области яичника, масштаб — 1 мкм; *бм* — базальная мембрана; *кГ* — комплекс Гольджи; *м* — митохондрии; *оц* — ооцит; *нф* — нефроцит; *ог* — оогонии; *пя* — полость в строме яичника; *ск* — соматическая клетка; *тж* — трубчатая железа; *ф* — фузома; *я* — ядро.

Fig. 1 (*1–5*). Ultrastructure of the ovaries of farat deutonymph in 8 days quiescent larva (1) and of many times fed nonovipositing females *Hirsutiella zachvatkini* (*2–5*).

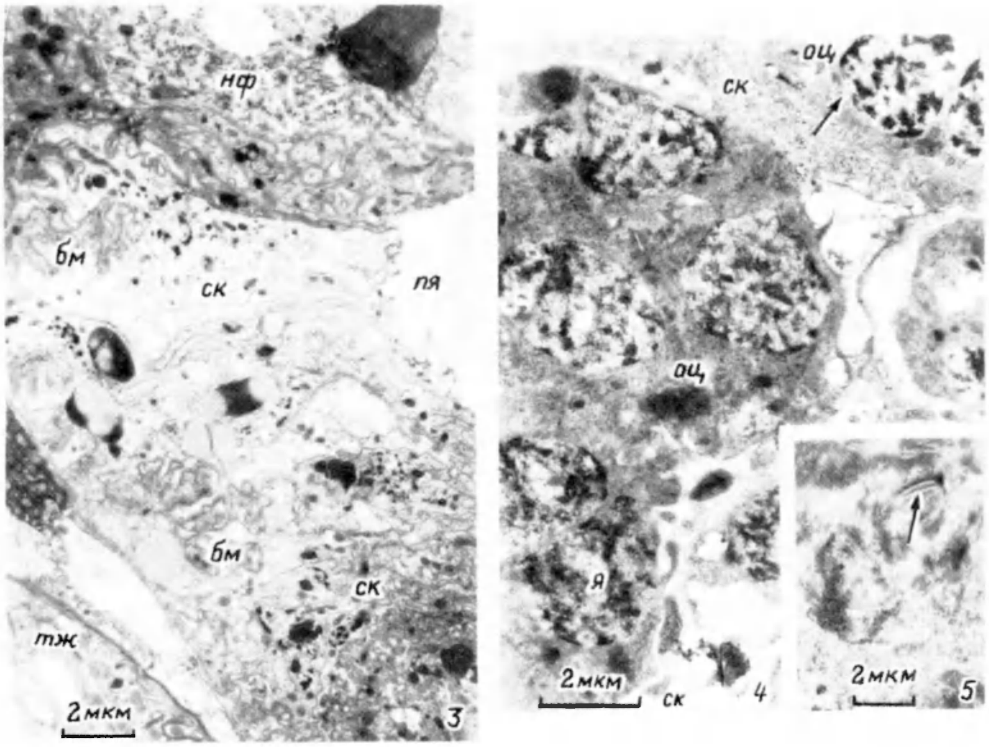

Рис. 1 (*продолжение*).

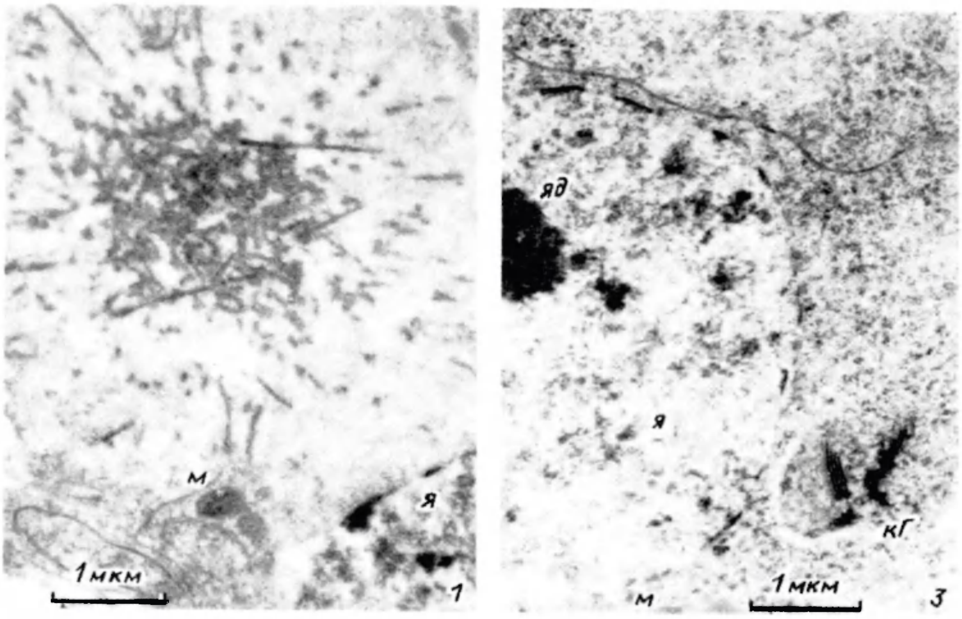

Рис. 2 (*1*–*4*). Ультраструктурная организация яичников у многократно питавшихся неяйцекладущих самок *Hirsutiella zachvatkini* (*1*–*3*) и *Euschoengastia rotundata* (*4*).

1 — фузома в срединной зоне молодого кластера, в латеральной области яичника, масштаб — 1 мкм; *2* — крупный кластер ооцитов на заключительной стадии дифференциации с разрушающимся фузомным материалом, в срединно-латеральной области яичника, масштаб — 2 мкм; *3* — ядро с деконденсированным хроматином и сетчатым ядрышком и комплекс Гольджи в околоядерной зоне одного из ооцитов позднего кластера, в латеральной области яичника, масштаб — 1 мкм; *4* — крупный кластер ооцитов в срединной области яичника, масштаб — 2 мкм; *яд* — ядрышко.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2 (*1*–*4*). Ultrastructure of the ovaries of many fimes fed nonovipositing females *Hirsutiella zachvatkini* (*1*–*3*) and *Euschoengastia rotundata* (*4*).

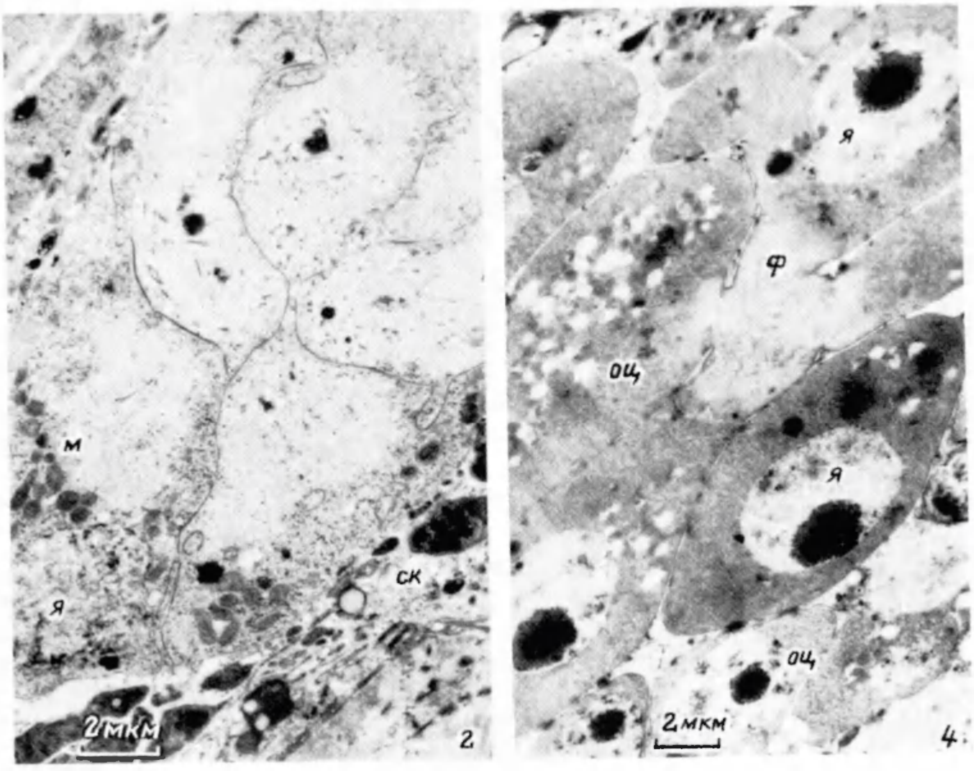

Рис. 2 (*продолжение*).